

## CROISSANCE DES FEUILLES AÉRIENNES DE *MYRIOPHYLLUM BRASILIENSE* CAMB.

par Bernard JEUNE

**RÉSUMÉ :** Ces feuilles pinnatiséquées sont construites à partir d'ébauches dont la croissance en longueur est surtout basale. Les lobes latéraux naissent de façon basipète, à un rythme constant et une distance fixe de la base. Chaque lobe possède sa propre direction de croissance, indépendante, dès son initiation. Au dessus de la zone d'allongement, l'orientation de la croissance dans le rachis est strictement liée à la morphogénèse des lobes.

**RESUMEN :** Se construyen estas hojas pinatifidas (« pinnatisectæ ») a partir de esbozos cuyo alargamiento es más que todo basal. Los lóbulos laterales nacen de modo basipeta, a ritmo y distancia de la base constante. Posee cada lóbulo su propia dirección de crecimiento independiente ya al inicio. Encima de la zona de alargamiento, la orientación del crecimiento en el raquis es completamente dependiente de la morfogénesis de los lóbulos.

\* \* \*

Depuis plusieurs années, l'emploi de techniques variées a permis d'analyser la croissance foliaire de façon plus fine qu'à partir de l'utilisation exclusive de coupes longitudinales ou transversales; les résultats montrent, en particulier, que le rôle du méristème marginal, dans l'extension en largeur du limbe, est réduit, si même ce méristème existe.

L'observation de chimères prouve que cette extension est provoquée par une croissance frontale et intercalaire de files cellulaires indépendantes (DULIEU, TURLIER, BUGNON, depuis 1966); l'observation directe de la répartition des mitoses sur des feuilles entières montre que la forme des feuilles est due aux différences d'orientation des cloisonnements se produisant dans l'ensemble du limbe (FUCHS, 1972; JEUNE, 1972) ainsi qu'à l'inégale répartition des divisions (FUCHS, 1966, 1972; THOMASSON, 1970) et au mode de grandissement cellulaire (FUCHS, 1972).

Ceci pose, de nouveau, le problème des rapports entre nervation et mésophylle, déjà abordé par FOSTER (1952) et PRAY (1963), en ce qui concerne la morphogénèse des nervilles, et par divers morphologistes. Ceux-ci considèrent actuellement qu'une feuille même apparemment simple, est, en réalité, composée d'éléments semblables, hyperfoliarisés dans la plupart des cas (CUSSET, 1970), chaque élément étant constitué d'une nervure et du mésophylle qui l'entoure.

## 1. MATÉRIEL ET TECHNIQUES.

Les rameaux aériens de *Myriophyllum brasiliense* Camb., dont nous étudions les feuilles, sont cultivés à la température de 22 °C sous une photopériode de 16 heures, fournie par 2 tubes Gro-lux de 40 W placés à environ 20 cm des échantillons, leur procurant ainsi un éclairage énergétique évalué à 17 W.m<sup>-2</sup>. Ces rameaux proviennent du jardin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris.

D'après la terminologie habituellement employée, les feuilles de cette plante sont simples, pinnatiséquées, les segments latéraux (lobes) ne sont pas divisés et le rachis s'élargit légèrement du sommet vers la base de la feuille. Autrement dit, ces feuilles, au limbe dépourvu de palmure, ne sont pas hyperfoliarisées (CUSSET, 1970) et la ramification, au sein du limbe, est de type latéral (TURLIER, 1972).

Chez cette plante, comme chez d'autres espèces du même genre, existe une hétérophyllie assez marquée entre feuilles aériennes et feuilles aquatiques : ces dernières ont un contour ovale et des lobes étroitement linéaires présentant à leur aisselle, leur sommet, et parfois d'autres niveaux, des « trichomes » coniques (PERROT, 1900; ARBER, 1920) qui rappellent par leur forme des « trichomes » situés sur la tige, au niveau de chaque verticille, entre les feuilles. Les rameaux aériens présentent parfois de telles feuilles (fig. 2 et 3) mais les feuilles aériennes typiques (fig. 1) ont un contour elliptique, des lobes plus larges portant de rares « trichomes » à la base du limbe ou à l'aisselle des lobes.

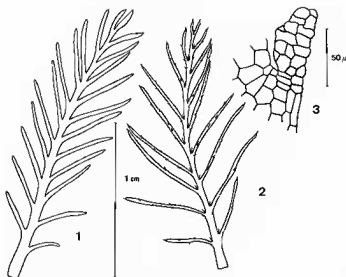
Dans cette note, nous étudierons exclusivement la croissance de ces dernières feuilles, et parmi elles, celles qui, situées loin de la base des rameaux (voir fig. 4 les feuilles des verticilles successifs), possèdent entre 20 et 25 lobes latéraux.

Les échantillons sont, soit colorés par la méthode de FEULGEN après éclaircissement dans un mélange fixateur de CARNOY, soit coupés selon différentes orientations et colorés au mélange fuchsine basique-vert lumière, ceci pour l'étude de la morphogenèse; d'autres échantillons sont éclaircis au chloral-lactophénol pour permettre l'analyse de la vascularisation.

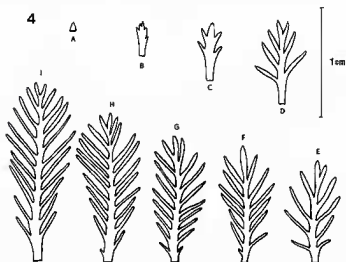
## 2. ÉVOLUTION DU CONTOUR DE LA FEUILLE PENDANT SA CROISSANCE.

On sait (ERICKSON & MICHELINI, 1957; MAKSYMOWYCH, 1973) que les feuilles sont formées, au sommet de la tige, à des intervalles de temps constants, et on appelle plastochrone l'intervalle séparant l'initiation de deux feuilles successives. Dans le cas particulier du *M. brasiliense* Camb., selon les rameaux, 5 ou 6 initiums sont formés simultanément par verticille. Nous appellerons donc plastochrone le temps séparant l'initiation de deux verticilles successifs.

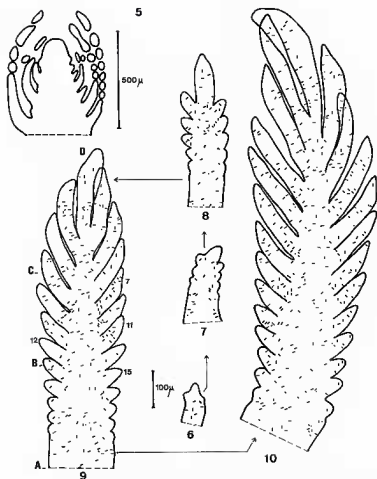
Les feuilles apparaissent à 75 μ du sommet de la tige (les mesures sont, bien entendu, approximatives), en alternance avec les initiums précédemment formés; après un plastochrone, l'initium, presque hémisphé-



Pl. 1. — 1, feuille aérienne typique; remarquons la variabilité dans la position des lobes, généralement alternes, parfois subopposés; 2, feuille aérienne semblable aux feuilles aquatiques; les « trichomes » (les plus longs étant à l'aisselle des lobes) sont situés sur la face dorsale de la feuille; 3, un « trichome »; les cellules représentées appartiennent à l'épiderme de la feuille et à la surface du trichome.



Pl. 2. — 4, contours foliaires observés sur les neuf premiers verticilles d'un rameau aérien; le premier possède deux préfeuilles opposées (a), le second est formé de quatre feuilles (b), les suivants de cinq feuilles chacun (c à i).



Pl. 3. — 5, coupe longitudinale axiale d'un apex caulinaire montrant les feuilles des sept derniers verticilles formés, entourant étroitement le point végétatif; 6-10, relevés de mitoses sur des ébauches de plus en plus âgées; chaque division est représentée par sa plaque métaphasique, les lobes apparaissent de façon basipète (autres explications dans le texte).

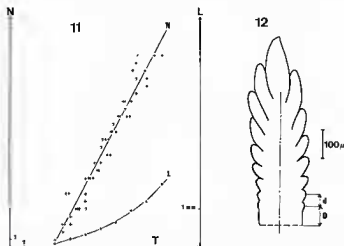
rique, mesure  $25 \mu$ ; il s'allonge un peu plus vite du côté proximal que du côté distal, ce qui le recourbe vers le sommet de la tige (fig. 5). Au troisième plastochrone, le primordium, situé à  $200 \mu$  de l'apex est long de  $90 \mu$ ; à ce stade apparaît latéralement le premier lobe de la feuille à environ  $30 \mu$  de son sommet; presque aussitôt, un autre lobe est initié, un peu plus bas sur l'autre marge de la feuille (fig. 6); ensuite, et jusqu'au dixième plastochrone, seront formés, en ordre basipète, une douzaine de lobes latéraux sur chaque marge (fig. 7 à 10); en général 20 à 25 lobes sont visibles sur les feuilles adultes.

Le temps séparant l'apparition de deux lobes successifs d'une même ébauche, c'est-à-dire le rythme de leur initiation, ainsi que l'emplacement précis de leur apparition, sont utiles à connaître.

#### a. RYTHME D'INITIATION DES LOBES

Pour étudier ce problème, nous avons choisi, comme référence, une courbe représentant la longueur de la feuille en fonction du plastochrone, pour un rameau donné; ensuite, nous avons traduit en plastochrones la longueur de cinquante feuilles appartenant à dix rameaux différents; le nombre des lobes latéraux visibles sur chacune de ces feuilles est également noté; nous obtenons ainsi 50 couples de mesures indiquant le rapport entre le nombre de lobes latéraux et l'âge exprimé en fractions de plastochrones pour chaque feuille; l'âge ainsi mesuré n'étant pas une valeur très précise, nous groupons ces données en 7 classes d'intervalles égaux et de points centraux correspondant à 3,5; 4,5; 5,5; 6,5; 7,5; 8,5 et 9,5 plastochrones. D'après un test de DAGNÉLIE (1970), la régression est linéaire (voir annexe en fin du présent article) et l'équation de la droite des moindres carrés est :  $N = 3,8p - 10,2$  (où  $p$  représente l'âge de la feuille en plastochrones et  $N$  le nombre de lobes latéraux qu'elle possède (fig. 11).

Comme il existe une relation linéaire entre la valeur du plastochrone et le temps, nous pouvons dire que *les lobes latéraux sont initiés à des intervalles de temps fixes*, de la même façon que les feuilles au sommet de la tige, bien qu'à un rythme beaucoup plus rapide puisque 7 ou 8 lobes sont formés pendant 2 plastochrones.



Pl. 4. — 11, évolution de la longueur (L) et du nombre de lobes (N) en fonction du temps (T) exprimé en plastochrones; 12, représentation de la distance (D) séparant la base de l'ébauche du sommet du plus récent lobe et de la distance (d) entre les sommets des derniers lobes formés.

### b. LOCALISATION DE L'INITIATION DES LOBES LATÉRAUX

Soit (D) la distance, mesurée dans le plan du limbe, entre le sommet du plus jeune lobe visible et la base de la feuille (fig. 12).

Pour 31 mesures, faites sur des feuilles de longueur inférieure à 1 mm, appartenant à plusieurs rameaux, la longueur (D) est comprise 30 fois entre  $50 \mu$  et  $85 \mu$  et vaut 1 fois  $105 \mu$ , ce qui représente un cas exceptionnel.

Or, la distance (d) mesurée entre les 2 plus jeunes lobes visibles, d'un même côté (fig. 12) est de  $32 \mu$  en moyenne (calcul fait pour 30 mesures, l'intervalle de confiance pour le risque de 5 % étant de  $2 \mu$ ); nous en concluons que chaque lobe apparaît à  $50 \mu$  environ de la base de la feuille, il s'en éloigne ensuite grâce aux mitoses qui allongent le rachis et quand il est distant d'environ  $85 \mu$  de la base, un nouveau lobe apparaît à  $32 \mu$  sous le précédent, donc à environ  $50 \mu$  de la base de la feuille.

*Les lobes latéraux sont donc initiés à un rythme constant, comme nous l'avons vu précédemment, et à une distance constante de la base de la feuille ( $50 \mu$ ), comme du lobe situé juste au-dessus d'eux ( $32 \mu$ ).*

Lorsque tous les lobes sont formés, la feuille n'atteint que 1,5 mm de long, parfois moins (fig. 10) et sa vitesse d'allongement est encore faible; elle est âgée de 10 plastochrones. La longueur de la feuille adulte (20 à 30 mm) est atteinte vers le 22<sup>e</sup> plastochrone.

Nous avons choisi cette unité de temps (le plastochrone) pour décrire le déroulement de la croissance de la feuille car l'apex et les jeunes ébauches sont étroitement recouverts par les feuilles un peu plus anciennes; il est donc impossible d'atteindre les primordiums pour suivre chaque jour leur développement sans léser de feuilles; mais nous pouvons évaluer approximativement la durée du plastochrone en comptant le nombre de verticilles dégagés du bourgeon terminal ainsi formé pendant un intervalle de temps déterminé. C'est ainsi que, dans nos conditions de cultures, nous estimons le plastochrone à 16 heures; il se forme donc chaque jour, « 1,5 verticille » et 5 à 6 lobes sur chaque ébauche de longueur inférieure à 1 mm; le temps de croissance d'une feuille depuis son initiation jusqu'à sa taille adulte est évalué à 14 jours.

### 3. ACTIVITÉ MITOTIQUE GLOBALE.

Dans la jeune feuille, jusqu'à l'acquisition de la totalité de ses lobes latéraux, on peut observer les différents stades de la mitose dans toutes les régions du limbe sans qu'il soit possible de distinguer des variations significatives dans la densité des divisions, sauf au niveau du faisceau conducteur médian, toujours plus pauvre en mitoses (fig. 6 à 10). Ceci s'explique, soit par l'absence de différence réelle entre les régions de la feuille, soit par le nombre trop faible de divisions observées dans chaque feuille pour mettre en évidence des variations éventuelles, nécessairement réduites, de la répartition des mitoses des zones latérales. La répartition des mitoses n'explique pas, apparemment, l'établissement de la forme pinnatiséquée de la feuille.

Aux stades ultérieurs, la densité des divisions décroît depuis le sommet jusqu'à la base de la feuille quand celle-ci mesure de 2 à 6 mm de long. Il existe donc une différenciation ou un ralentissement mitotique, progressant de façon basipète, sans qu'on puisse nettement distinguer un front de mitoses, comme c'est le cas chez d'autres feuilles, celles étudiées par FUCHS (1966), THOMASSON (1970), JEUNE (1972). Il semble ne plus exister de mitoses quand les feuilles atteignent 1 cm de longueur environ.

#### 4. DIRECTIONS DE CROISSANCE.

Nous venons de constater que la forme de l'ébauche n'était pas due à la répartition des mitoses car la densité des divisions peut être considérée en première approximation, comme constante dans tout le mésophylle de la feuille pendant les 10 premiers plastochrones. La lobation est donc nécessairement sous la dépendance des orientations mitotiques.

a. Commençons par l'étude d'une ébauche longue de 200  $\mu$ , possédant déjà 6 lobes latéraux (fig. 7); nous avons représenté le contour de l'ébauche ainsi que métaphases, anaphases et télophases. Nous remarquons les faits suivants :

1° En divisant l'ébauche en zones longitudinales :

Dans le tiers médian correspondant au procambium du faisceau conducteur, comme le montrent les coupes transversales, les mitoses sont rares; elles sont surtout localisées dans l'épiderme et le mésophylle, de part et d'autre de la nervure médiane.

2° En divisant l'ébauche en zones transversales :

Dans la partie proximale, l'orientation des mitoses provoque l'allongement du rachis; au-dessus de ce tiers basal, ces divisions sont rares (nous en observons 3) et localisées dans les sinus, par contre, les mitoses d'élargissement sont situées, à une exception près, au niveau du lobe ou des futurs lobes. Il existe donc deux directions de croissance privilégiées, marquées par :

- des cloisonnements obliques apparemment liés à la formation et l'allongement des lobes latéraux,
- des cloisonnements anticlines, allongeant l'ébauche et surtout localisés dans la région proximale.

b. Analysons la formation des lobes :

1° *Sur de jeunes ébauches* (longues de 500  $\mu$ ).

Pour étudier plus en détail cette formation, nous avons reporté sur un schéma unique les mitoses (représentées par leur plaque métaphasique) observées sur 19 ébauches superposables à leur base.

La figure 13 montre la totalité des mitoses observées. Notons encore la plus faible densité des divisions au niveau du procambium.

Sur la figure 14, seuls sont représentés les cloisonnements anticlines provoquant l'allongement de la feuille; à la partie basale, dans la zone latérale, leur répartition est à peu près uniforme, alors qu'au-dessus, ces divisions sont plus précisément localisées dans les sinus, surtout près de la marge.

Sur la figure 15 sont reportés les cloisonnements obliques et périnclines responsables de l'élargissement du limbe. Nous constatons que ces divisions sont liées à l'initiation et l'allongement des lobes latéraux; elles se situent, en effet, soit dans un lobe (niveau *e*), soit dans le rachis sous les lobes (niveaux *b*, *c*, *d*). Nous en déduisons que les mitoses obliques profondes du niveau *a* sont liées à l'apparition du prochain lobe.

## 2° Sur des ébauches longues d'un mm.

Les lobes sont formés vers la base du rachis, large à ce niveau de 200  $\mu$  environ.

La figure 16 montre les cloisonnements anticlines d'allongement du rachis, observés sur 6 ébauches; comme sur la figure 14, la répartition est limitée à la zone allant des sinus vers les marges, elle est plus homogène vers l'axe de la feuille; certaines divisions affectent les cellules procambiales des lobes, dont la direction est représentée en pointillés (en particulier au niveau des lobes *b* et *c*).

La figure 17 montre les cloisonnements obliques sur les mêmes ébauches. Ils sont situés, soit dans les lobes, soit dans leur prolongement autour de leur procambium.

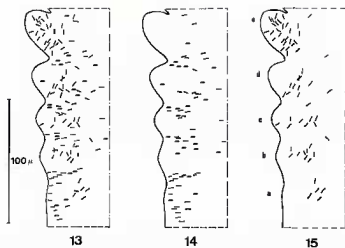
Ainsi, dans ces feuilles *les lobes et leur prolongement dans le rachis sont morphogénétiquement étroitement liés puisqu'ils ont la même direction de croissance*; nous rejoignons, dans ce cas particulièrement simple, la morphologie qui indique qu'une nervure et les tissus qui l'entourent forment une unité morphologique.

EN RÉSUMÉ, voici comment sont initiés les lobes : à la base, se produit une forte élongation des files cellulaires existantes grâce à des cloisonnements anticlines; dans cette zone de croissance longitudinale, des foyers de cloisonnements obliques apparaissent rythmiquement de chaque côté du limbe, et sont à l'origine des lobes latéraux; ces mitoses obliques affectent toutes les files cellulaires, de la nervure médiane à la marge, accompagnant dans le rachis la différenciation du procambium du lobe latéral.

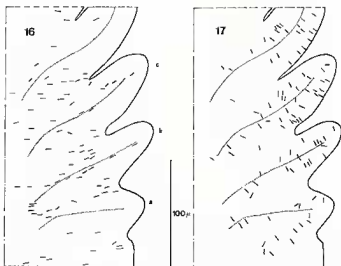
*c.* Examinons maintenant, sur une ébauche de 800  $\mu$  de long, les directions de croissance, en particulier au-dessus de la région d'initiation des lobes (fig. 9).

Cette feuille est choisie pour l'abondance de ses mitoses. Le rachis est plus large à la base qu'au sommet, et l'ébauche paraît entièrement méristématique. Qu'observons-nous?





Pl. 5. — 13, relevé cumulant les mitoses observées sur 19 ébauches, chacune représentée par sa plaque métaphasique; 14, seules les divisions d'allongement de la figure 13 sont représentées; 15, seules les divisions obliques sont représentées.



Pl. 6. — 16 et 17, relevés de mitoses observées sur 6 ébauches, de construction identique aux relevés 14 et 15. La direction du procambium est indiquée par des lignes pointillées.

1° *Dans le tiers proximal (A-B).*

Depuis la base jusqu'à environ 200  $\mu$  l'orientation des divisions correspond à ce que nous venons de décrire : dans le mésophylle et l'épiderme, des cloisonnements anticlines nombreux assurent l'allongement des files cellulaires, quelques cloisonnements obliques, le plus souvent situés à la hauteur des lobes existent également; dans la nervure médiane, des mitoses assurent l'épaississement du procambium. En s'éloignant de la base, on constate ensuite la disparition des cloisonnements anticlines de nouveau visibles au niveau B; est-ce un hasard, ou bien l'indice de rythmes de mitoses d'allongement? Il est impossible de se prononcer en faveur de l'une ou l'autre de ces hypothèses.

2° *Dans le tiers médian (B-C).*

Dans le rachis, comme précédemment, des mitoses d'épaississement du procambium sont visibles, soit au niveau de la nervure médiane, soit au niveau des nervures latérales; en ce qui concerne les mitoses du mésophylle, et de l'épiderme, les cloisonnements anticlines sont de moins en moins nombreux depuis le point B vers le point C; dans les lobes, l'allongement est prépondérant, l'épaississement se produisant surtout au niveau de leur procambium; remarquons aussi que certains lobes sont très riches en mitoses (par exemple les lobes 7 et 11) alors que d'autres en sont presque totalement dépourvus (lobes 12 et 15) faisant penser, encore une fois, à des rythmes de mitoses.

3° *Dans le tiers distal (C-D).*

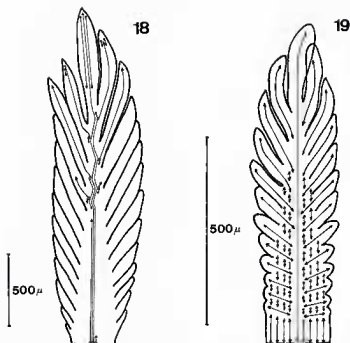
Dans le rachis, les mitoses sont toutes obliques, prolongeant jusqu'au niveau de la nervure médiane, la direction de croissance des lobes; dans ceux-ci, l'allongement est toujours l'orientation prépondérante de la croissance.

Ainsi, la zone de cloisonnements anticlines qui permet l'allongement du rachis, une relative croissance intercalaire entre les lobes, et la formation de ceux-ci à une distance à peu près constante de la base de la feuille est-elle limitée à 500  $\mu$  environ. Il ne s'agit pas d'une particularité de la feuille que nous venons d'étudier, mais au contraire, d'un phénomène général observé sur des feuilles de longueurs diverses.

## 5. INTERPRÉTATIONS.

Rappelons d'abord les faits observés :

Les feuilles apparaissent à 75  $\mu$  du sommet de la tige; l'initium, puis le jeune primordium, entièrement méristématiques, s'allongent rapidement. L'ébauche continuera à s'allonger constamment par des mitoses situées entre sa base et un niveau qui se situe, au plus, à 500  $\mu$  de celle-ci; un léger épaississement du rachis se produit à la base, le nombre de files cellulaires du mésophylle (dans un plan passant par la nervure médiane et la marge)



Pl. 7. — 18, contour et vascularisation d'une ébauche de 2 mm. Les cordons vasculaires de la partie distale du rachis forment des lignes brisées en raison des directions obliques de croissance du mésophylle. La progression de la lignification est conforme aux schémas fournis par PÉLISSIER (1945) : la différenciation est nodifuge. Chaque cordon du rachis possède un point nodal initial à la base de l'ébauche (○) et sa différenciation est acropète dans la feuille, le cordon médian se différenciant jusqu'au sommet du lobe médian, les cordons latéraux se raccordant à des niveaux variables à des cordons basipètes différenciés depuis les points nodaux des lobes (□) situés à la base de ceux-ci. Dans chaque lobe, le faisceau médian est à différenciation acropète depuis le point nodal jusqu'au sommet du lobe; ensuite, de nouveaux cordons se différencient, de façon basipète cette fois, depuis les points nodaux distaux (●), des raccords s'établissant ultérieurement entre ces cordons et ceux du rachis. Le sens des flèches indique le sens de différenciation. Globalement, la lignification est basipète puisqu'elle affecte les lobes dans l'ordre de leur apparition. — 19, Schéma des directions de croissance dans une jeune ébauche (le contour est celui de la fig. 8).

augmentant de 4 (dans le primordium) à une vingtaine sur la feuille adulte. Sur cet axe, à croissance presque exclusivement longitudinale, apparaissent rythmiquement, à une distance constante de la base ( $50 \mu$  environ), de chaque côté de la nervure médiane, des lobes latéraux dont l'initiation, par cloisonnement sous-épidermique, est accompagnée de mitoses obliques affectant, dans un plan, les assises cellulaires comprises entre l'épiderme et la nervure médiane.

Considérer que l'apparition et le développement des lobes latéraux sont provoqués par le fonctionnement d'un méristème marginal ne correspond pas aux faits observés (en effet, les mitoses périclinales sous-épidermiques ne sont pas seules en cause, dans la formation des lobes et elles

ne précèdent pas les mitoses obliques profondes). L'intervalle de temps séparant l'apparition de deux lobes successifs est constant. La croissance longitudinale cesse au niveau de ces lobes. Chacun d'eux possède sa propre direction de croissance et s'allonge rapidement; dans leur prolongement, autour de leur procambium, les cellules du rachis ont même orientation de divisions que dans le lobe.

Au-dessus de la zone à croissance longitudinale, la direction des divisions est celle des lobes, y compris dans le rachis (ce que met bien en évidence la forme en ligne brisée de la vascularisation des feuilles de longueur comprise entre 1 mm et 2 mm (fig. 18), le grandissement cellulaire « redresse » ensuite la nervure médiane).

La figure 19 représente ces directions de croissance affectant les différentes régions de l'ébauche et responsables de la forme pinnatiséquée de ces feuilles (la direction des flèches est celle de la croissance).

Cette figure ne comprend pas les mitoses d'épaississement du procambium et du rachis car elles n'affectent pas sensiblement la forme de l'ébauche, l'augmentation de diamètre des faisceaux et du rachis restant faible, par rapport à l'allongement de la feuille et de ses lobes latéraux.

Lorsque l'ébauche atteint 1,5 mm environ, elle cesse de produire des lobes latéraux. Les premiers formés seront les premiers dont les cellules cesseront de se diviser; ainsi la différenciation cellulaire gagne-t-elle progressivement toutes les régions de la feuille depuis son sommet jusqu'à sa base. Le grandissement cellulaire intervient ensuite seul pour allonger la feuille dont la taille adulte est comprise entre 20 et 30 mm.

Comparons, maintenant, la croissance des feuilles aériennes de *M. brasiliense* Camb. à celle des feuilles aquatiques de *M. spicatum* L. étudiées par TURLIER (1972). Voyons d'abord les points communs :

« Lorsque l'ébauche foliaire est en construction, aucune cellule ne peut être considérée comme souche des autres » et sur le rachis à « croissance en longueur d'abord diffuse », apparaissent des lobes latéraux (ou folioles selon TURLIER) en ordre basipète, dont « l'initiation rappelle à peu de choses près, l'apparition du territoire foliaire dans le méristème caulinaire ». La croissance en longueur du rachis est localisée à la base de la feuille.

Par ailleurs, existent des différences de détail : les lobes sont généralement opposés et terminés par un poil glanduleux allongé chez *M. spicatum* L.; généralement alternes et sans « trichome » (pour les feuilles aériennes) chez *M. brasiliense* Camb.

Enfin, les modalités de croissance présentent des différences sensibles, peut-être liées au mode de vie :

1° Chez le *M. spicatum* L. la croissance du rachis semble localisée entre la base de la feuille et les plus jeunes lobes latéraux : « La croissance en longueur de l'ébauche foliaire, d'abord diffuse, va se localiser plus précisément entre la zone d'insertion de l'organe et la région d'initiation des premières folioles. De nouvelles paires latérales d'appendices vont apparaître un peu en dessous des premières, séparées de même par deux cellules, et la croissance va cesser à leur niveau, s'intensifiant plus bas, etc. ».

Chez le *M. brasiliense* Camb., au contraire, il n'existe, dans le rachis, qu'une différence d'orientation des mitoses entre les diverses régions, de la base vers le sommet de l'ébauche, et non de densité (fig. 13, 14 et 15).  
2° Chez le *M. spicatum* L. l'assise sous-protodermique participe seule (ou presque seule) à la création des lobes latéraux; ce n'est pas le cas chez le *M. brasiliense* Camb. où l'initiation sous-protodermique des lobes est accompagnée, sinon précédée (fig. 15) de mitoses obliques des cellules comprises entre l'épiderme et le faisceau procambial médian; dans ce cas, la ramification est donc un processus affectant localement plusieurs files cellulaires contiguës; en outre, cette direction de croissance oblique, dans le rachis, autour du procambium des lobes n'est pas un phénomène passager; il s'observe au contraire pendant toute la durée de la croissance du lobe, et même après que les mitoses d'allongement du rachis aient cessé (fig. 9, 10 et 18); ainsi après un début de croissance presque uniquement longitudinal du primordium, mettant en place un certain nombre de files cellulaires, succède une phase de morphogenèse, caractérisée notamment par les différentes polarités mitotiques, phase apparemment indépendante des files cellulaires existantes.

## 6. CONCLUSION.

La description précédente montre le rôle fondamental, pour la détermination de la forme de la feuille, des orientations de mitoses réparties dans l'ensemble du limbe et affectant, à des niveaux précis, des files cellulaires voisines, en des foyers de croissance dont l'apparition et le fonctionnement répondent à des lois quantifiables.

Ce point remarquable montre une analogie certaine entre l'apparition des lobes latéraux à la base de l'ébauche et celle des feuilles vers le sommet de la tige, analogie déjà observée chez le *M. spicatum* L. par TURLIER (1972).

Comme la tige, le rachis possède une croissance essentiellement longitudinale; sur cet axe, des lobes apparaissent à une distance constante de la base, initiés à un rythme constant, cette constance dans le rythme et la localisation de l'initiation s'observant également dans le fonctionnement des centres générateurs au sommet de la tige. Cette analogie dans la morphogenèse vient à l'appui des théories morphologiques considérant feuille et rameau comme fondamentalement semblables.

Mais, cette analogie entre tige et feuille ne doit pas masquer des différences importantes : l'apparition en ordre basipète des lobes ainsi que la croissance limitée dont les modalités semblent en partie contrôlées par le sommet de la feuille lui-même (NEVILLE, 1964; CUSSET, 1965; DIARA & CUSSET, 1972; JEUNE, 1972, 1974; SIMONDET, 1974). Ainsi, pour les feuilles aériennes du *M. brasiliense* Camb. que nous venons d'étudier, malgré l'apparente indépendance entre les lobes, il ne faut pas oublier que ceux-ci n'ont pas tous une longueur égale, le contour de la feuille étant elliptique (fig. 1), ce qui traduit nécessairement des relations d'interdépendance.

## ANNEXE

L'étude des 50 couples de valeurs représentées fig. 10 fournit un coefficient de corrélation  $\rho = 0,976$  (soit  $\rho^2 = 0,952$ ) entre l'âge (P) mesuré en plastochrones et le nombre de lobes (N), calculons la valeur du rapport de corrélation :

P	3-4	4,1-5	5,1-6	6,1-7	7,1-8	8,1-9	9,1-10
Ni	8	7	8	9	8	8	2
Ni	3,75	6	10,25	14,11	17,87	22,5	25

La variance de la distribution des valeurs moyennes de N dans chaque classe est :  $S \frac{2}{N_i} = 46,91$ ; or la variance calculée directement pour la distribution des 50 valeurs de N observées est :  $S_N^2 = 48,97$ ; d'où on déduit  $\eta^2 = \frac{S_N^2}{S \frac{2}{N_i}} = 0,958$  ( $\eta^2$  est le carré du rapport de corrélation).

Un test de linéarité (DAGNÉLIE, 1970) consiste à comparer la valeur

$$F = \frac{(\eta^2 - \rho^2)(n - c)}{(c - 2)(1 - \eta^2)}$$

(où  $n$  est le nombre de mesures [ $n = 50$ ] et  $c$  le nombre de classes de la variable [ $c = 7$ ]) à la valeur  $F_{1-\alpha}$  relative à la distribution de Snedecor à  $c - 2$  et  $n - c$  degrés de liberté : nous trouvons  $F = 1,17$  alors que  $F_{0,95}$  pour 43 et 5 degrés de liberté est supérieur à 2,4; la valeur observée de F étant inférieure à la valeur théorique, nous accepterons l'hypothèse de la linéarité de la régression.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARBER, A. — Water plants. Hist. nat. class., **23**, 1 : 436 (1963); 1<sup>re</sup> ed., Cambridge 1920.
- CUSSET, G. — Les nectaires extra-floraux et la valeur de la feuille des Passifloracées. Rev. Gen. Bot., **72** : 145-216 (1965).
- Remarques sur des feuilles de dicotylédones. Boissiera **16** : 1-210 (1969 paru 1970).
- DAGNÉLIE, P. — Théories et méthodes statistiques, **2**, Gembloux (1970).
- DIARRA, N. & CUSSET, G. — Sur les corrélations intralaminaires du *Cissua antarctica* Vent. Adansonia, ser. 2, **12** (4) : 531-538 (1972).
- DULIEU, H. & BUGNON, F. — Chimères chlorophylliennes mériclines et ontogénie foliaire chez le tabac (*Nicotiana tabacum* L.). C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **263** : 1714-1717 (1966).
- DULIEU, H. — Sur le mode de formation du limbe foliaire chez l'œillet (*Dianthus caryophyllus* L.). C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **264** : 1020-1023 (1967).
- DULIEU, H., TURLIER, M. F. & BUGNON, F. — Sur l'ontogénie du limbe foliaire chez le *Linum grandiflorum* Desf. Comparaison avec les cas du tabac et de l'œillet. C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **264** : 1414-1416 (1967).
- DULIEU, H. — Emploi des chimères chlorophylliennes pour l'étude de l'ontogénie foliaire. Bull. Soc. Bourgogne **25** : 1-60 (1968).

- DULIEU, H., TURLIER, M. F. & BUGNON, F. — Rapports entre les directions fondamentales de croissance dans l'ébauche et la nervation foliaire. C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **268** : 48-50 (1969).
- ERICKSON, R. O. & MICHELINI, F. J. — The plastochron index. Amer. Jour. Bot. **44** : 297-305 (1957).
- FOSTER, A. S. — Foliar venation from an ontogenic standpoint. Amer. Jour. Bot. **39** (10) : 752-766 (1952).
- FUCHS, C. — Observations sur l'extension en largeur du limbe foliaire du *Lupinus albus* L. C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **263** : 1212-1215 (1966).
- FUCHS, C. — Croissance et acquisition de la forme chez le *Tropaeolum peregrinum* L. I. L'activité mitotique. C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **274** : 3206-3209 (1972); II. La polarité mitotique. C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **274** : 3375-3378 (1972); III. Le grandissement cellulaire. C. R. Acad. Sc. Paris, ser. D, **275** : 345-348 (1972).
- JEUNE, B. — Observations et expérimentation sur les feuilles juvéniles du *Paulownia tomentosa* H. Bn. Bull. Soc. Bot. Fr. **119** : 215-230 (1972).
- Corrélations entre éléments de la feuille de *Cissus rhombifolia* Vahl, *Adansonia*, ser. 2, **14** (3) : 513-520 (1974).
- MAKSYMOWYCH, R. — Analysis of leaf development. Cambridge, I vol., 109 p. (1973).
- NEVILLE, P. — Corrélations morphogénèse entre les différentes parties de la feuille de *Gleditsia triacanthos* L. Ann. Sc. nat. Bot. Paris, ser. 12, **5** : 785-798 (1964).
- PELLISSIER, F. — Recherches ontogéniques sur l'appareil vasculaire des feuilles de dicotylédones (Thèse) Lons-le-Saunier, I vol., 167 p. (1945).
- PERRÔT, E. — Sur les organes appendiculaires des feuilles de certains *Myriophyllum*. Journ. de Bot. **14** : 198-202 (1900).
- PRAY, T. R. — Origin of vein ending in angiosperm leaves. Phytomorphology **13** (1) : 60-81 (1963).
- SIMONDET, J. C. — Sur les corrélations intralaminaires des feuilles d'*Apium inundatum* L. Rechb. Le Botaniste, ser. 56 : 177-185 (1974).
- THOMASSON, M. — Quelques observations sur la répartition des zones de croissance de la feuille de *Jasminum nudiflorum* Lindley. Candollea **25** (2) : 297-340 (1970).
- TURLIER, M. F. — Recherches sur l'organogénèse foliaire précoce. I. Deux espèces-types pour les ramifications dichotome et latérale (*Ceratophyllum demersum* L. et *Myriophyllum spicatum* L.). Rev. Gen. Bot. Fr. **79** (941-943) : 297-308 (1972).

Laboratoire de Morphologie,  
U.E.R. 59  
Université Pierre et Marie Curie,  
7, quai St-Bernard, 75005.